Revue suisse Zool.	Tome 91	Fasc. 2	p. 483-495	Genève, juin 1984

Approche biochimique et morphologique des espèces du genre *Trichia* (Helicidae, Gastropoda) de Suisse occidentale

par

N. PERRIN *, P. HONSBERGER, A. PONTET

Avec 4 figures

ABSTRACT

Biochemical and morphological investigations on snails of the genus Trichia **(Helicidae, Gastropoda) from western Switzerland.** — The highly polymorphic so called "*Trichia hispida group*» is taxonomically problematic. According to different authors, one to about one hundred species are recognized in this group. Some recent publications admit 8 species for Central Europe. The present study gives arguments from biochemical data (12 enzymatic loci are electrophoretically analysed) for regrouping 5 morphological types into 2 species: *Trichia sericea* (Müller) var. *sericea*, *plebeia*, *montana* and *striolata*, and *T. hispida* (L.) A multivariate analysis of morphological measurments, and patterns of coexistence seem to corroborate this interpretation. *T. sericea* presents a wider ecological and morphological range, and both species need further investigations on their ecological and taxonomical relationships.

INTRODUCTION

Rares sont les groupes taxonomiques qui ont échappé aux assauts intempestifs de systématiciens en mal de description, à une époque glorieuse où le moindre polymorphisme était noyé sous un déferlement de synonymes.

* Institut de Zoologie et d'Ecologie animale, de l'Université, Bâtiment de Biologie, 1015 LAUSANNE-Dorigny.

Les Hélicidés n'ont pas fait exception à cette règle, et parmi eux les *Trichia* du « *groupe hispida* » occupent une place de choix, comme le montre un petit aperçu historique.

En 1758, LINNÉ décrit un petit hélicidé à coquille poilue, qu'il nomme *Helix hispida*, dans sa 10e édition du Systema naturae. En 1774, MÜLLER distingue une espèce très proche, un peu carènée, à petit ombilic, et couverte de très petits poils, qu'il nomme *Helix sericea*. De 1870 à 1900, une génération de malacologistes, J.-R. BOURGUIGNAT et A. LOCARD en tête, parvient à démembrer ce groupe en une centaine d'unités approximativement.

A partir de 1900 s'opère une fusion: la littérature du début de ce siècle fait principalement mention de 5 espèces dans ce groupe, à savoir: *H. hispida* (L.), *H. sericea* (Müll.), *H. plebeia* (Drap.), *H. montana* (Stud.) et *H. striolata* (Pfeif.), GERMAIN (1929, 1930) admet 3 espèces: *Fruticicola hispida* (L.), *F. striolata* (Pf.) et *F. sericea* (Müll.), laquelle contient en sous-espèces *F. s. montana* et *F. s. plebeia*. TAYLOR (1916) n'admet que 2 espèces, *H. hispida* (L. et *H. striolata* (Pf.), laquelle est mise en synonymie avec *H. montana* (Stud). Enfin FAVRE (1927) et MERMOD (1930) prônent quant à eux une fusion totale de toutes les formes décrites sous le nom unique de *Fruticicola hispida* (L.), arguant « la difficulté insurmontable qu'il y a à les séparer d'une façon nette, tant il existe entre elles de formes de passage » (MERMOD 1930). « Le fait que certains auteurs ont créé un très grand nombre d'espèces aux dépens des 4 types ci-dessus est plutôt en faveur de l'unité spécifique du groupe » (FAVRE 1927).

Plus récemment, FORCART (1965) réhabilite certaines variétés oubliées et parvient à la systématique suivante: *Trichia hispida* (L.), *T. concinna* (Jef.), *T. plebeia* (Drap.) qui remplace *sericea*, *T. striolata* (Pfeif.), *T. montana* (Stud.), *T. clandestina* (Hartm.), *T. caelata* (Stud.) et *T. suberecta* (Clessin), soit 8 espèces.

Cette même systématique est utilisée par KERNEY et CAMERON (1979) à quelques détails près: *T. hispida* (L.) et *T. concinna* (Jef.) fusionnent à nouveau, et *T. graminicola*, espèce décrite sur ces entrefaites (FALKNER 1973) est ajoutée à la liste.

La plupart des investigations effectuées l'ont été sur des caractères morphologiques de la coquille et ont conduit, selon les auteurs, à des interprétations diamétralement opposées. Certaines recherches ont été effectuées sur l'anatomie du système reproducteur et là encore, les conclusions tirées ont été contradictoires (WAGNER 1915, MERMOD 1930).

L'intention du présent travail a été d'aborder cette question sous un angle différent, celui de la comparaison biochimique, par électrophorèse enzymatique, d'une série d'individus morphologiquement rattachés aux principaux types décrits, afin de décider éventuellement de leur statut spécifique.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Les individus récoltés proviennent de Suisse occidentale. La localisation des populations échantillonées est fournie au tableau I. Une étude morphologique des coquilles de ces animaux, ainsi que d'un certain nombre de spécimens appartenant à la collection DE CHARPENTIER, déposée au musée d'histoire naturelle de Lausanne, a été effectuée sur un microscope de mesure Nikon.

Les électrophorèses ont été effectuées sur gel d'amidon, après broyage de l'animal in toto (coquille exclue, prélevée pour des mesures morphologiques), centrifugation du broyat à 3000 rpm durant 15 min. et prélèvement du surnageant. Les enzymes échantillonées sont citées au tableau II.

TABLEAU I: Coordonnées et composition morphotypique des localités de récolte.
P = plebeia-sericea, M = montana, S = striolata, H = hispida, V = villosa, E = edentula.

Coord.		Alt.	P	M	S	H	V	E
4980	1526	1060		1				
5042	1496	1220		1			1	
5043	1474	880						1
5045	1548	1460		1				
5061	1623	1100	1			1		
5063	1451	670	1			1		
5063	1469	710		1			1	1
5070	1625	1050	1			1		
5072	1443	580	1					
5078	1481	810				1		
5078	1632	1020				1		
5080	1622	1030	1			1	1	1
5085	1649	1040		1		1		
5092	1662	1110		1				
5104	1483	790				1	1	1
5105	1556	1250					1	
5118	1505	730						1
5120	1517	760	1					
5123	1552	1080					1	
5159	1718	1030		1				
5168	1702	1360		1				
5175	1545	710	1					
5194	1564	670				1		
5194	1587	670				1		
5204	1718	920	1			1		
5216	1700	1290		1				
5218	1570	670				1		
5232	1532	520	1					
5234	1790	1390		1		1		
5244	1580	570	1					
5257	1806	1540		1				
5262	1532	450	1					
5264	1860	1070		1				
5273	1645	600				1		
5275	1580	470	1					
5276	1586	470	1					
5278	1632	595				1		
5278	1632	600				1		
5280	1691	510		1		1		1
5284	1578	481	1					
5286	1864	1090		1				
5293	1683	490	1					
5296	1678	490	1					

Coord.		Alt.	P	M	S	H	V	E
5299	1828	720	1					
5301	1921	1220		1				
5302	1592	410	1					
5310	1852	740		1				
5313	1514	370	1					
5313	1890	1540		1				
5318	1846	640			1			
5325	1672	490	1					
5330	1713	440	1					
5333	1548	420	1					
5334	1749	440	1					
5338	1596	550	1					
5338	1681	590	1					
5339	1778	430	1					
5340	1529	390	1					
5343	1530	390				1		
5347	1676	560	1					
5348	1686	570	1					
5348	1782	430				1		
5351	1772	430				1		
5372	1898	1180		1				
5379	1858	500			1	1		
5386	1835	430			1			
5388	1535	550	1					
5393	1656	630	1			1		
5393	1843	440	1					
5394	1967	900		1			1	
5396	1617	710				1		
5403	1813	430			1			
5407	1817	430			1			
5408	1567	810				1	1	
5413	1654	690				1		
5416	1946	1360		1				
5427	1663	690				1		
5428	1891	550		1		1		1
5432	1689	620					1	
5449	1572	860				1	1	
5454	1517	720	1					
5456	1523	730				1		
5462	2004	720		1		1	1	
5467	1553	800					1	
5480	1518	680				1		
5490	1474	460	1					
5497	1685	560	1			1		

TABLEAU II. — Enzymes échantillonnées, initiales d'abbréviation et nombre de loci. Les tampons utilisés sont désignés par les chiffres romains:

I: Amine citrate (CLAYTON et TRETIAK 1972)
II: Tris citrate (AYALA et al. 1972)
III: Poulik (SELANDER et al. 1971)

Les recettes de révélations sont fournies par
a: SELANDER et al. 1971
b: GRAF et MEYLAN 1980.

Enzyme malique	MOD	1	I	a
Leucine amino-peptidase	LAP	1	I	a
Malate déshydrogénase	MDH	2	II	a
Isocitrate déshydrogénase	IDH	2	I	a
Phosphogluco-isomérase	PGI	1	III	b
Phosphogluco-mutase	PGM	1	III	b
Glutamate oxalo-acétate transaminase	GOT	2	III	a
Indophénol oxydase	IPO	1	III	a
Estérase	EST	1	III	a

2 types de coefficients ont été utilisés pour exprimer les distances génétiques, à savoir celui de NEI (1972):

$$D(X, Y) = -\ln(\Sigma x_i y_i / \sqrt{(\Sigma x_i^2 \Sigma y_i^2)})$$

ainsi qu'un coefficient de distance euclidienne:

$$D(X, Y) = \sqrt{\Sigma (x_i - y_i)^2}$$

x_i et y_i correspondant, dans les 2 cas, aux fréquences respectives de l'allèle i dans les groupes X et Y.

Les dendrogrammes illustrant nos résultats ont été calculés et construits par le programme CLUSTAN (WISHART 1975), les algorithmes utilisés pour les fusions hiérarchiques étant de 2 types:

— distance moyenne dans le cas des coefficients de NEI:

$$D(R, P+Q) = (D(R, P) x NP + D(R, Q) x NQ) / (NP + NQ)$$

afin de conserver une interprétation phylogénétique à l'expression des résultats, et

— l'algorithme de WARD (1963 in WISHART, 1975) dans le cas des coefficients euclidien

$$D(R, P+Q) = (D(R,P) x (NR+NP) + D(R,Q) x (NR+NQ) - D(P,Q) x NR) / (NR+NP+NQ)$$

les résultats ne pouvant pas, dans ce cas, être interprétés comme expression linéaire de la distance génétique. Dans les 2 cas, NP, NQ et NR correspondent au nombre d'individus dans les groupes P, Q et R, P et Q étant les groupes à fusionner.

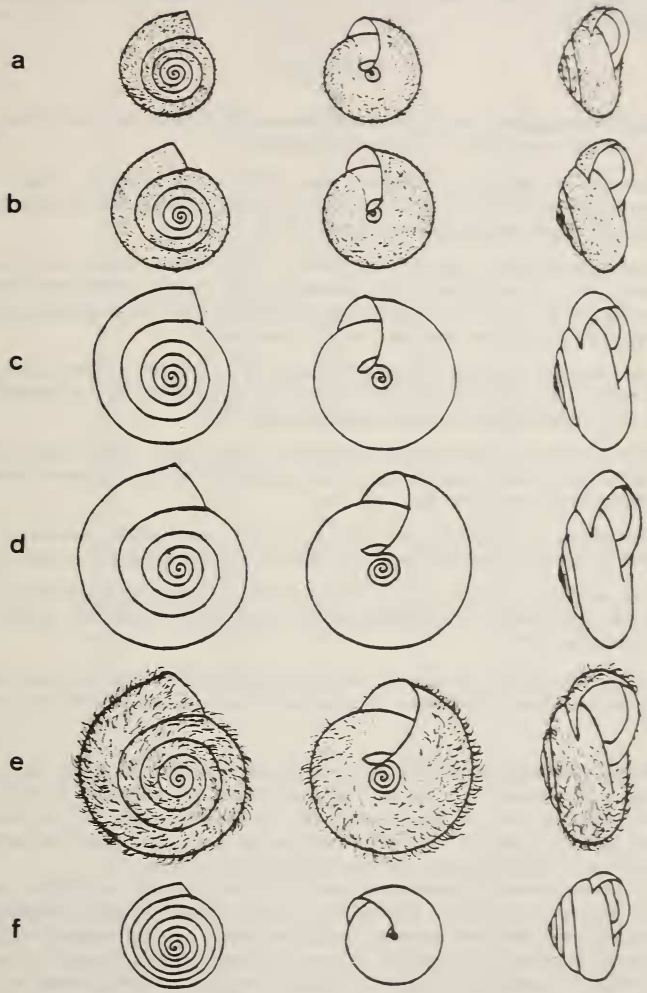

FIG. 1.

Aspect morphologique des types du genre *Trichia* étudiés. a = *hispida*, b = *sericea-plebeia*, c = *montana*, d = *striolata*, e = *villosa*, f = *edentula*.

Un certain nombre de mensurations conchyologiques ont été effectuées sur microscope de mesure Nikon, et les résultats analysés par discriminante (Programme SPSS, Nie et al. 1976).

RÉSULTATS

a) **Types morphologiques.** Une première comparaison conchyologique a permis de regrouper les individus récoltés de la manière suivante:

— Type *hispida*: coquille relativement petite (4-6 × 5-11 mm), fragile, munie de poils assez longs (0.22-0.50 mm.), pas ou très peu carénée, à ombilic très variable (fig. 1.a: l'individu représenté possède un ombilic étroit).

— Type *sericea-plebeia:* coquille assez petite (4-7 × 5-11 mm), fragile, munie de poils assez courts (0.10-0.25 mm), gén. persistants chez l'adulte, faiblement carénée, à ombilic étroit (fig. 1.b: ces 2 types très proches n'ont pas été distingués ici; sericea désigne en principe un morphe à ombilic punctiforme).

— Type *montana:* coquille relativement grande (5-7 × 9-12 mm), assez solide, munie de poils courts chez le jeune, caducs chez l'adulte, subdéprimée et faiblement carénée, à ombilic variable, souvent assez large (fig. 1.c).

— Type *striolata:* coquille grande (6.5-9 × 11-14 mm), assez solide, munie de poils courts chez le jeune, caducs chez l'adulte, subdéprimée et faiblement carénée, à ombilic largement ouvert (fig. 1.d).

— Type *villosa:* coquille grande (6.5-9 × 11-14 mm), assez solide, couverte de longs poils persistants, subdéprimée, non carénée, à ombilic largement ouvert (fig. 1.e).

— Type *edentula:* coquille petite (4.5-5.5 × 7-9 mm), fragile, munie de poils souvent caducs chez l'adulte, conico-sphérique à bouche étroite falciforme, ombilic punctiforme (fig. 1.f).

Il est à noter que la spécificité de ces 2 derniers types n'a jamais été mise en doute, *Trichia edentula* (Drap.) étant même souvent isolé dans un sous-genre différent, *Petasina* (Beck).

b) **Analyses électrophorétiques.** Un certain nombre d'individus de chacun de ces morphotypes a été soumis à une analyse électrophorétique. Le tableau III fournit les fréquences allèliques ainsi que le nombre de jeux génétiques étudiés. Les coefficients de distance génétique (Nei 1972) calculés à partir de ces valeurs ont fourni la matrice du tableau IV et le dendrogramme (distance moyenne) de la figure 2.

Ce dendrogramme montre premièrement un fort isolement de *Trichia edentula*, avec 8 loci diagnostics sur les 12 échantillonés. *Trichia villosa* se rapproche nettement plus du groupe *hispida*, avec pratiquement 3 loci diagnostics. Les 4 autres morphotypes sont relativement groupés, mais *striolata*, *montana* et *sericea-pleibeia* forment un ensemble très homogène, dont *hispida* se détache quelque peu. Notre échantillonage ne montre aucun locus diagnostic entre ces morphotypes, la différentiation majeure de la forme hispida étant due aux fréquences allèliques des enzymes PGM, MDH_1 et surtout LAP, certains allèles de cette enzyme paraissant diagnostics.

Un dendrogramme basé sur les fréquences allèliques de LAP (distances euclidiennes, méthode de Ward) pour un échantillon de 37 populations (Tableau V) est présenté à la figure 3. Cette représentation sépare nettement nos populations en 2 groupes:

TABLEAU III. — Fréquences relatives des allèles, symbolisés par leurs vitesses relatives de migration cathodique, pour les 12 loci et les 6 morphotypes étudiés. 2N correspond au nombre de jeux génétiques analysés. H = *hispida*, M = *montana*, S = *striolata*, S-P = *sericea-plebeia*, V = *villosa*, E = *edentula*.

		H	S-P	M	S	V	E
MOD	2N:	46	48	34	12	10	10
	100	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00
LAP	2N:	46	48	34	12	10	10
	56	—	—	—	—	—	1.00
	74	—	.53	.44	.40	—	—
	82	.07	.36	.44	.60	—	—
	87	.50	.11	.12	—	—	—
	91	.24	—	—	—	—	—
	96	.12	—	—	—	—	—
	100	.07	—	—	—	1.00	—
MDH_1	2N:	10	10	30	10	10	10
	−21	.30	.80	.93	1.00	1.00	1.00
	100	.70	.20	.07	—	—	—
MDH_2	2N:	10	10	30	10	10	10
	78	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	—
	100	—	—	—	—	—	1.00
IDH_1	2N:	10	10	20	10	10	10
	81	—	—	.10	—	—	—
	90	1.00	1.00	.90	1.00	—	—
	95	—	—	—	—	—	1.00
	100	—	—	—	—	1.00	—
IDH_2	2N:	10	10	20	10	10	10
	−79	—	—	—	—	—	1.00
	−100	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	—
PGI	2N:	46	38	44	10	20	10
	58	.04	—	.11	—	.15	—
	77	.89	.92	.78	1.00	.85	—
	83	—	—	—	—	—	1.00
	100	.07	.08	.11	—	—	—
PGM	2N:	36	36	24	10	20	20
	42	1.00	.77	.50	.30	1.00	—
	83	—	.23	.50	.70	—	—
	100	—	—	—	—	—	1.00
GOT_1	2N:	10	10	20	10	10	10
	−29	—	.10	—	—	—	—
	100	1.00	.90	1.00	1.00	1.00	1.00
GOT_2	2N:	10	10	20	10	10	10
	−100	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00
IPO	2N:	10	10	20	10	10	10
	82	1.00	1.00	1.00	1.00	—	—
	92	—	—	—	—	—	1.00
	100	—	—	—	—	1.00	—
EST	2N:	60	40	60	10	20	20
	73	.12	.02	.27	.10	.40	—
	89	.88	.98	.73	.90	.60	—
	100	—	—	—	—	—	1.00

le groupe A comprend les morphotypes *striolata* (triangles), *montana* (ronds) et *sericea-plebeia* (carrés). Le groupe B correspond au morphotype *hispida* (étoiles).

c) **Analyse biométrique.** Une centaine d'individus, comprenant des spécimens de la collection De Charpentier, ainsi que des spécimens récoltés et analysés biochimique-

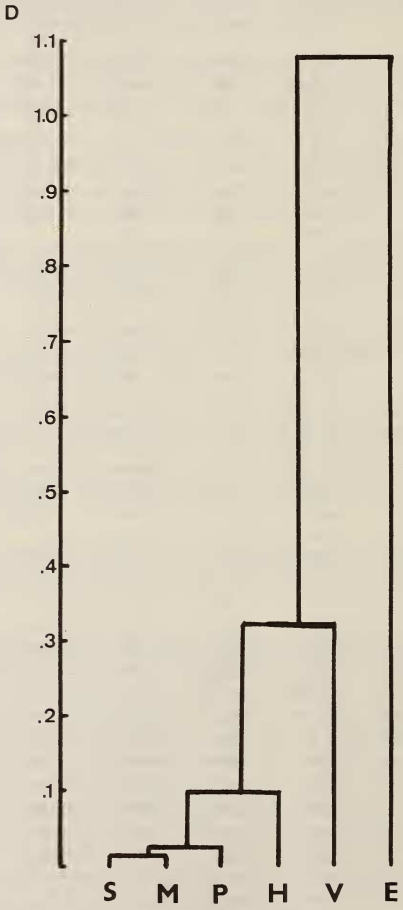

Fig. 2.

Dendrogramme UPGMA illustrant les distances génétiques (Nei 1972) entre morphotypes. S = *striolata*, M = *montana*, P = *plebeia-sericea*, H = *hispida*, V = *villosa*, E = *edentula*

TABLEAU IV. — Distances génétiques (Nei 1972) entre morphotypes du genre *Trichia*. E = *edentula*, V = *villosa*, H = *hispida*, M = *montana*, P = *plebeia-sericea*, S = *striolata*.

	E	V	H	M	P	S
E						
V	1.067					
H	1.051	0.361				
M	1.017	0.318	0.012			
P	1.104	0.320	0.031	0.019		
S	1.224	0.344	0.137	0.099	0.061	

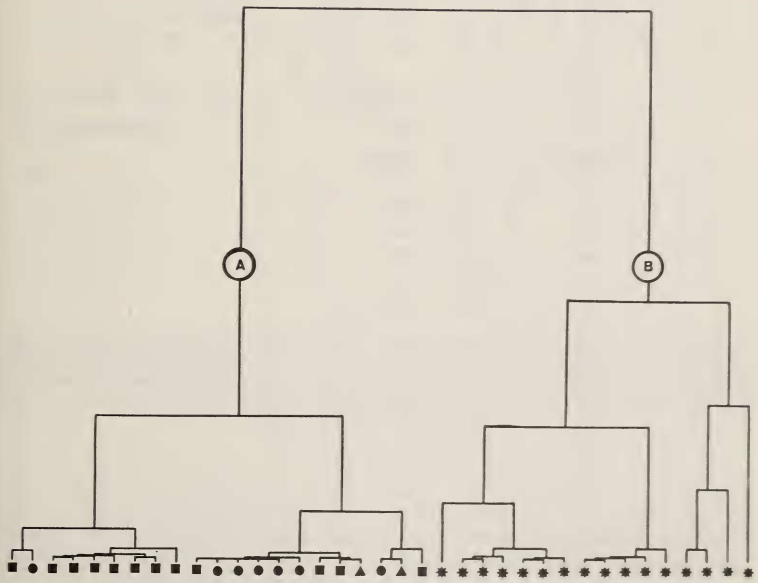

FIG. 3.

Dendrogramme illustrant les distances génétiques entre populations, sur la base des fréquences alléliques de LAP. Ce dendrogramme ne peut recevoir la même interprétation que le précédant, le cœfficient de distance ainsi que l'algorithme utilisés étant différents (voir texte). Symboles utilisés: ronds: *montana*, carrés: *sericea-plebeia*, triangles: *striolata*, étoiles: *hispida*. Les populations du morphotype *hispida* sont bien isolés par ce critère.

TABLEAU V. — Fréquences relatives des allèles de LAP, symbolisés par leurs vitesses relatives de migration cathodique, pour 37 populations de 4 morphotypes du « groupe *hispida* ».

P = *plebeia-sericea*, M = *montana*, S = *striolata*, H = *hispida*.
2N correspond au nombre de jeux génétiques étudiés.

	2N	74	82	87	91	96	100
P	8	75	25				
P	6	66	17	17			
P	8	75	13	12			
P	6		67	33			
P	8	38	62				
P	6	67	33				
P	8	50	50				
P	16	100					
P	14	72	21	7			
P	18	34	33	33			
P	8	75	25				
M	6	50		50			
M	8	38	50	12			
M	4	50	50				
M	4	50	50				
M	6	33	67				
M	10	50	50				
M	8	50	50				
M	4	25	75				
S	6	33	67				
S	10	10	90				
H	4		25	75			
H	6			50		33	17
H	6		17	66		17	
H	6		17	50	33		
H	4			25	75		
H	8		12	88			
H	4		25	75			
H	10		20	80			
H	14			42	58		
H	6				33	67	
H	26			35	31	3	31
H	10			70		20	10
H	4			25	75		
H	20		15	55	30		
H	6			50	50		
H	6			67	33		

ment, ont fait l'objet de mesures morphologiques. Les variables suivantes ont été quantifiées au dixième de millimètre: grand diamètre, petit diamètre, diamètre de l'ombilic, hauteur et longueur des poils. 4 fonctions discriminantes ont été calculées sur la base de ces mesures, correspondant aux 5 morphotypes du groupe *hispida* décrits ci-dessus. Les situations respectives des individus sur les 2 premiers axes discriminants sont indiqués à la figure 4. Les animaux analysés biochimiquement y sont représentés par des

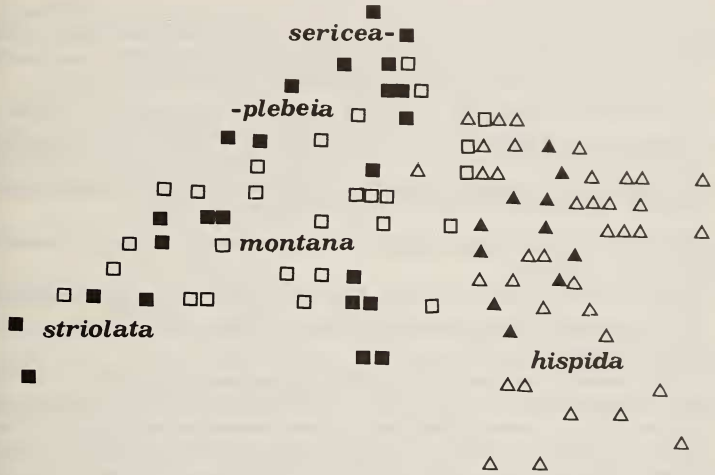

FIG. 4.

Projection, selon les 2 axes principaux d'une analyse discriminante basée sur 5 caractères conchyologiques, de 99 individus appartenant à 5 morphotypes. Triangles = morphotype *hispida*, carrés = morphotypes *sericea-plebeia*, *montana* et *striolata*. Symboles pleins = individus analysés biochimiquement. Excepté pour les individus de petite taille (en haut sur la projection), les 2 groupes sont bien séparés.

symboles pleins, respectivement des carrés pour le groupe A, et des triangles pour le groupe B. Les individus indiqués par des symboles vides ont été attribués au groupe A ou B (carrés ou triangles) en fonction de leur appartenance à la même population, et/ou de leurs caractères morphologiques.

d) **Observations de syntopie.** Il convient enfin de signaler que, parmi les 87 localités de récolte, 13 comprenaient 2 morphotypes (*villosa* et *edentula* exclus) (Tableau I), *hispida* étant systématiquement inclus dans ces localités mixtes. Autrement dit, les morphotypes *striolata*, *montana* et *sericea-plebeia* n'ont jamais été observés dans la même localité.

DISCUSSION

Les résultats ainsi obtenus amènent les conclusions suivantes:

a) L'isolement génétique important de *Trichia edentula* (Drap.) justifie son attribution à un sous-genre particulier.

b) La cohésion relative des autres formes étudiées, y compris *Trichia villosa* (Studer) justifie leur regroupement en un seul sous-genre.

c) L'éloignement génétique relatif des populations de type *hispida* des autres morphotypes de ce groupe, à savoir *striolata*, *montana* et *sericea-plebeia*, ainsi que son observation en populations mixtes avec chacune de ces autres formes, nous autorise à lui conférer un statut d'espèce indépendante, *Trichia hispida* (Linné).

d) L'homogénéité biochimique du groupe englobant *sericea-plebeia*, *montana* et *striolata*, leur nombreuses formes de passage, la constance de certains caractères morphologiques (taille des poils, légère carène) ainsi que l'absence de syntopie dans nos observations nous incite à regrouper ces formes sous un seul et même nom spécifique, à savoir, suivant Germain (1929) *Trichia sericea* (Müll.).

Ainsi les *Trichia* du « groupe *hispida* » de Suisse occidentale semblent au vu de ces résultats, former 2 espèces:

— *Trichia hispida* (L.), dont la forme à ombilic étroit paraît la plus largement répandue dans notre région, s'observe principalement en milieux ouverts, mégaphorbiées, marais, talus herbeux, etc.

— *Trichia sericea* (Müll.), dont la variabilité morphologique importante semble liée aux conditions de vie: les formes *sericea* et *plebeia* ont principalement été observées dans les forêts du plateau molassique. La forme *montana* est une forme d'altitude, sur terrain calcaire, en forêts ou pâturages, jusqu'aux sommets jurassiens. La forme *striolata* enfin, forme de plaine, observée dans quelques forêts humides du pied du Jura, y semble également liée au calcaire.

Morphologiquement, la distinction de ces 2 espèces n'est délicate que pour les petites formes, comme l'indique d'ailleurs la projection de l'analyse en discriminante (fig. 4). C'est cette convergence des morphes qui a poussé Favre (1927) et Mermod (1930) à réunir ces espèces sous un seul et même nom.

Il est clair, au vu de ces résultats, que ces 2 espèces n'ont divergé que très récemment et sont encore, selon nos critères biochimiques, morphologiques et écologiques, très proches. Une étude précise des niches écologiques de ce groupe serait par suite du plus grand intérêt: ces espèces entrent-elles en compétition trophique ou sexuelle, leur coexistence induit-elle un déplacement de caractères écologiques ou sexuels, leur polymorphisme écologique est-il lié à un phénomène de sélection disruptive, susceptible d'entraîner une spéciation écologique ? Ce groupe semble ainsi offrir un matériel de choix pour aborder certaines questions théoriques fondamentales.

Résumé

Les *Trichia* du « groupe *hispida* », très polymorphes, ont posé de nombreux problèmes de taxonomie, le nombre d'espèces reconnues variant selon les auteurs de 1 à une centaine environ. Certains auteurs récents admettent 8 espèces pour l'Europe cen-

trale. L'étude biochimique, par électrophorèse de 12 enzymes, semble nous autoriser à regrouper sous un seul nom spécifique 4 des principaux morphes reconnus: *Trichia sericea* (Müller), var. *sericea*, *plebeia*, *montana*, et *striolata*. *Trichia hispida* (Linné) constitue une espèce distincte. Une analyse en discriminante sur 5 caractères conchyologiques, ainsi que l'absence de syntopie observée corroborent ces résultats.

Nous adressons nos remerciements au Prof. P. Vogel qui a bien voulu conseiller la rédaction de ce manuscrit.

BIBLIOGRAPHIE

Ayala, F. J., J. R. Powell, M. L. Tracey, C. A. Marao et S. Perez-Salas. 1972. Enzyme variability in the Drosophila willistoni group. IV Genic variation in natural populations of Drosophila willistoni *Genetics* 70: 113-139.

Clayton, J. W. & D. N. Tretiak. 1972. Amine-citrate buffers for pH control in starch gel electrophoresis. *J. Fisheries Res. Board Can.* 29: 1169-1172.

Falkner, G. 1973. Trichia (Trichia) graminicola n. sp. aus Südbaden (Gastropoda, Helicidae) *Arch. Moll.* 103 (4/6), 209-227.

Favre, J. 1927. Les mollusques postglaciaires et actuels du bassin de Genève. *Mém. soc. phys. hist. nat. Genève* 40 (3): 171-434.

Forcart, L. 1965. New researches on Trichia hispida (L) and related forms. *Proc. first europ. malac. congr.* 79-93.

Germain, L. 1929. Les Helicidae de la Faune française. *Arch. Mus. Hist. nat. Lyon.* vol. 13, 484 pp.

— 1930. Mollusques terrestres et fluviatiles. *Faune de France.* vol. 21, 477 pp.

Graf, J.-D. & A. Meylan. 1980. Polymorphisme chromosomique et biochimique chez Pitymis multiplex (Mammalia, Rodentia). *Sonderd. Zeitschr. Säugertierk.* 45: 133-148.

Kerney, M. P. & R. A. D. Cameron. 1979. A Field guide to the land snails of Britain and North-west Europe. *Collins, London*, 288 pp.

Mermod, G. 1930. Gastéropodes. Invertébrés de la Suisse. Fasc. 18. *Genève.* XII + 583 pp.

Müller, O. F. 1774. Vermium terrestrium et fluviatilium, Harmia et Lipsia, XXXVI + 214 pp.

Nei, M. 1972. Genetic distance between populations. *American naturalist* 106: 283-292.

Nie, N. H., C. HadlaiHull, J. G. Jenkins, K. Steinbrenner & D. H. Bent. 1975. Statistical package for the social sciences. *McGraw-Hill Book Company New-York.* 675 pp.

Selander, R. K., M. H. Smith, S. Y. Yang, W. E. Johnson & J. B. Gentry. 1971. Biochemical polymorphism and systematics in the genus Peromyscus. I Variation in the old-field mouse (Peromyscus polionotus). *Stud. in Genet. VI Univ. Texas Publ.* 7103, 49-90.

Taylor, J. W. 1916. Monograph of the land and freshwater Mollusca of the British Isles. *Leeds.*

Wagner, A. J., 1915. Beiträge zur Anatomie und Systematik der Stylommatophoren aus dem Gebiet der Monarchie und der angrenzenden Balkanländer. Denkschr. d. K. Ak. d. Wiss. Wien 91: 430-498.

Wishart, D. 1975. Clustan 1C user manual. *University College, London.* 126 pp.